ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XVII, 6, 1983

УДК 576.895.121

РАЗДЕЛЬНОПОЛЫЕ ЦЕСТОДЫ

Л. М. Толкачева

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Приводятся данные о регистрации цестод с раздельнополыми стробилами. Рассматривается характер их раздельнополости и анализируется это явление применительно к отдельным группам ленточных червей.

Подавляющее большинство представителей класса цестод являются организмами гермафродитными. Но в некоторых таксонах класса имеются виды и целые группы, представители которых в той или иной степени наделены признаками раздельнополых организмов.

Задача настоящей статьи — дать обзор этих форм цестод, рассмотреть характер проявления у них раздельнополости и проанализировать это явление применительно к отдельным группам ленточных червей.

Из 7 отрядов, принимаемых в настоящее время большинством гельминтологов в классе цестод, раздельнополые виды известны в двух отрядах — Tetraphyllidea и Cyclophyllidea. Первый из этих отрядов относится, как известно, к группе низших цестод, второй — высших. Отряды, как и виды этих отрядов, у которых отмечена раздельнополость, в филогенетическом отношении не составляют единой группы.

В отряде Tetraphyllidea известен только один вид, которому свойственна раздельнополость. Это *Dioecotaenia cancellata* — паразит древних рыб — селяхий. Подробное описание морфологии этой цестоды приведено в работе Шмидта (Schmidt, 1969). Ни у одного другого представителя отряда Tetraphyllidea раздельнополость не отмечена. Признак раздельнополости послужил основанием для выделения рода *Dioecotaenia* и сем. Dioecotaeniidae.

В отряде Cyclophyllidea раздельнополые формы представлены более широко. Виды, отличающиеся этой особенностью, известны в двух подотрядах — Acoleata и Hymenolepidata.

Подотряд Acoleata содержит наибольшее количество раздельнополых видов. Они представлены в двух семействах подотряда — Dioicocestidae и Gyrocoeliidae. Первое из них включает 1 род с 7 видами; из них все раздельнополы. Сем. Gyrocoeliidae содержит 4 рода, входящие в них 7 видов также в той или иной степени раздельнополы. Приводим перечень раздельнополых видов аколеат: 1. *Dioicocestus acotylus*, 2. *D. asper*, 3. *D. cablei*, 4. *D. fevita*, 5. *D. fuhrmanni*, 6. *D. novaehollandia*, 7. *D. paronai*, 8. *Gyrocoelia coronata*, 9. *G. crassa*, 10. *G. leuce*, 11. *G. perversa*, 12. *Jnfula burhini*, 13. *Echinoshipleya semipalmati*, 14. *Shipleya inermis*.

Виды рода *Dioicocestus* (за исключением одного) паразитируют у поганок. Вид *D. paronai* описан от каравайки. Хозяевами гироцелиид являются кулики различных видов и родов. Подробная характеристика видов подотряда Acoleata, в частности тех, которым свойственна раздельнополость, представлена в недавно вышедшей из печати монографии, посвященной этой группе цестод (Рыжиков, Толкачева, 1981).

В подотряде Hymenolepidata известны 3 вида с раздельнополыми стробилами: *Diploposthe bifaria* (паразит гусиных), *Wardium amphitricha* (паразит куликов) и *Wardoides nyrocae* (паразит гусиных). Все они относятся к типовому

семейству подотряда Hymenolepididae. Описание раздельнополых стробил вида *D. bifaria* дается в работе Сульгостовской (Sulgostowska, 1977), вида *W. amphitricha* — в работах Белопольской (1970) и Пельгунова (1979); вида *W. nyrocae* — в работах Корнюшина (1966) и Чаплинского (Czaplinski, 1967).

Рассмотрим далее характер раздельнополости у отдельных групп и видов цестод и степень ее проявления.

Прежде всего следует отметить, что не для всех особей названных выше видов разделение полов можно считать облигатным явлением. В этом отношении рассматриваемые виды цестод подразделяются на две группы. Одну из них составляют виды, у которых все особи их популяций представляют собой организмы, в той или иной степени раздельнополые. Другая группа — это виды, в популяции которых могут быть особи типично гермафродитные и особи с признаками раздельнополости. Соотношение тех и других в различных популяциях этих видов может быть разным.

К группе видов, популяции которых носят смешанный характер по признаку раздельнополости, относятся виды *Wardium amphitricha* и *Wardoides nyrocae*. У этих цестод стробилы представлены тремя типами. В одних хорошо развиты мужские гонады, а женские представляют собой недифференцированный зачаток. В других хорошо развиты женские органы, а семенники находятся в зачаточном состоянии. Стробилы первого типа функционируют как самцы, стробилы второго — как самки. Третий тип стробилы — это типичные гермафродитные особи. Но в развитии органов их половой системы имеются, по-видимому, какие-то отклонения от нормы, так как матка не развивается полностью и не имеет сформированных, зрелых яиц.

В популяции всех других видов разделение полов является облигатным. Однако степень проявления раздельнополости у цестод этой группы довольно широко варьирует. По этому признаку их можно подразделить на группу, у представителей которых имеет место полное разделение полов как функциональное, так и морфологическое, и группу также с полным функциональным разделением полов, но неполным морфологическим.

Представителем первой из этих групп является вид *Dioecotaenia cancellata* — паразит селяхий. Каждая особь этого вида наделена одним половым аппаратом: либо мужским, либо женским. Никаких признаков гермафродитизма у цестод данного вида не отмечено. В каждом членике стробилы отдельной особи закладываются и функционируют или мужские, или женские гонады. Здесь полная раздельнополость.

Другую группу раздельнополых цестод составляют в основном названные выше представители подотряда аколеат. Для них характерно то, что у особей мужского пола в их члениках, помимо мужских гонад, закладываются и женские, а в особях женского пола имеются зачатки мужской половой системы. Однако ни у мужских, ни у женских особей зачатки органов другого пола не развиваются и отдельные особи функционируют либо как мужские, либо как женские.

Признаки гермафродитной организации у разных групп аколеат проявляются неодинаково. В большей степени черты гермафродитизма обнаруживаются у представителей семейства гироцелиид. У них зачатки органов противоположного пола встречаются и в мужских, и в женских особях. К этой же группе цестод по уровню разделения полов можно отнести один из видов семейства гименолепидид — *Diploposthe bifaria*. У него также встречаются стробилы двух типов: или мужские, или женские, и в обоих имеются органы другого пола. В члениках мужских стробил сохраняются неполностью развитые органы женской системы, а в члениках женских стробил происходит значительное уменьшение количества мужских гонад — семенников. В результате каждая особь вида функционирует либо как самец, либо как самка.

Раздельнополость характерна также для цестод другого семейства аколеат — диойкоцестид. Но у них в мужских и женских особях черты гермафродитизма проявляются по-разному. В члениках стробилы мужских особей на протяжении всей ее длины обнаруживается зачаток органов женской половой системы. В члениках женской стробилы развиты органы только женской половой системы. Зачатки мужских органов полностью редуцированы.

Для понимания возможных причин возникновения раздельнополости у цестод необходимо остановиться на особенностях развития у представителей этой группы гельминтов половой системы в процессе их онтогенеза.

В типичных случаях у цестод в каждом членике развиваются и функционируют мужская и женская половые системы. У одних цестод органы мужской и женской систем закладываются и развиваются одновременно, у других — неодновременно. Одновременное развитие мужской и женской половых систем имеет ограниченное распространение, оно свойственно в основном примитивным формам цестод. Более широко распространено неодновременное развитие половых систем. Первый тип гермафродитизма (одновременное развитие мужской и женской половых систем) получил название симультанного, второй (неодновременное развитие половых систем) — последовательного или альтернативного. Известны две формы альтернативного гермафродитизма — протандрический и протерогинический. При протандрии в каждом членике стробилы функционируют сначала мужские органы, а потом — женские. При протерогинии — вначале развиваются и функционируют органы женской половой системы, затем — мужской.

Гермафродитизм протандрического типа встречается у ленточных червей чаще, чем протерогинический. Первый тип гермафродитизма характерен, в частности, для многих видов тетрафиллид, большинства гермафродитных аколеат (амабилиид, аколеид) и гименолепидид, среди которых обнаружены и раздельнополые формы цестод.

Группа цестод, которой свойственен протерогинический гермафродитизм, известна в пределах подотряда Acoleata. Это виды сем. Progynotaeniidae. Именно по указанному признаку они и выделены в отдельное семейство.

Как у протерогинических, так и у протандрических цестод стробила всегда гермафродитна. Но у большинства видов той и другой групп она разделена на два функционально раздельнополых участка: женский и мужской. У протерогинических цестод переднюю часть стробилы занимают членики с функционирующими женскими железами, а у протандрических — с мужскими. Имеется и иное по сравнению с описанным развитие половой системы у протерогинических гермафродитных форм. Оно наблюдается у цестод подсем. Gynandrotaeniinae. У них стробила состоит из раздельнополых члеников. В каждом членике закладываются и функционируют органы только одного пола. В стробиле образуется вначале женский членик, а затем — мужской. Далее членики правильно чередуются. Каких-либо признаков гермафродитной организации в раздельнополых члениках не отмечено.

Последовательные этапы становления раздельнополых цестод в процессе их исторического развития лучше всего проследить на представителях подотряда Acoleata. В пределах этой группы имеются гермафродитные виды, виды с частичным проявлением гермафродитизма и раздельнополые виды. Все эти виды более или менее связаны друг с другом филогенетически и объединены в одном таксоне (подотряде).

При построении ряда форм с различной степенью проявления разделения полов мы исходим из того, что полная раздельнополость у аколеат, как и у других цестод, где она имеет место, является вторичным признаком. Поэтому в основу предлагаемого ряда ставим представителей той группы аколеат, у которых гермафродитизм проявляется наиболее полно. Из аколеат таковыми являются те виды, у которых мужские гонады и женские железы закладываются и функционируют в членике одновременно. Такое развитие наблюдается у цестод *Diporotaenia colymbi*, *Tatria biremis* и *T. dubininae*. Перечислим далее группы аколеат, у которых происходит отклонение от указанного симультанного гермафродитизма. Можно выделить три типа последовательного развития альтернативного гермафродитизма.

Первый тип. Мужские и женские гонады закладываются в членике по-прежнему одновременно, но при этом у одних форм аколеат созревают раньше семенники (вид *Tatria acanthorhyncha*), у других — раньше женские железы (вид *Schistotaenia macrocirrus*).

Второй тип. Мужские и женские гонады закладываются в членике неодновременно: у одних видов сначала появляются и созревают в членике мужские

гонады (виды *Schistotaenia rufi*, *Tatria decacantha*, *T. octacantha*), у других— сначала женские железы (представители подсем. Progynotaeniinae).

Третий тип. Мужские и женские гонады закладываются и функционируют в разных члениках одной стробилы (цестоды подсем. Gynandrotaeniinae).

В качестве завершающих этот ряд форм с различной степенью проявления раздельнополости можно привести аколеат, имеющих раздельнополые стробилы. К ним относятся виды сем. Dioicocestidae и Gyrocoeliidae. У них процесс ограничения развития и функционирования органов противоположного пола достиг полного завершения: во всех члениках стробилы имеются органы только одного пола.

Таким образом, в этой группе ленточных червей существовали предпосылки к возникновению истинно раздельнополых форм. А их раздельнополость, по-видимому, является очередным этапом тех морфогенетических процессов, которые происходят у гермафродитных особей и которые ведут к разделению стробилы на функционально разнополые участки.

Возникновение ряда морфологических адаптаций мужской и женской половых систем у гермафродитных аколеат, как и у других цестод, направлено на ограничение самооплодотворения членика. Однако при определенных условиях важным было не только ограничение самооплодотворения цестоды, но и полное его исключение. Последнее не обеспечивалось при сохранении гермафродитной организации и возможно было только при разделении полов по отдельным стробилам.

Как мы отмечали, раздельнополость является вторичным признаком ленточных червей. Судя по тому, что это явление наблюдается у различных групп цестод и далеко не родственных, можно предположить, что конкретные причины его возникновения у разных групп этих гельминтов неодинаковы. Однако в общем возникновение раздельнополости у цестод следует рассматривать как одно из приспособлений, ведущих к повышению жизнеспособности паразита в результате его гетерозиготности.

Литература

Белопольская М. М. Формирование стробилы Wardium amphitricha (Rud, 1819) comb. n. и становление раздельнополости. — Паразитология, 1970, т. 4, вып. 3, с. 201—209.

Корнюшин В. В. Явление раздельнополости у представителей вида Wardoides nyrocae (Yamaguti, 1935) (Cestoda, Hymenolepididae). — В кн.: Паразиты, промежуточные хозяева и переносчики. Проблемы паразитологии. Киев, Наукова думка, 1966, с. 16—21.

Пельгунов А. Н. К вопросу о раздельнополости Wardium amphitricha (Cestoda: Hymenolepididae). — Матер. науч. конфер. Всес. о-ва гельминтол. Вып. 31. Цестоды, цестодозы. 1979, с. 98—103.

Рыжиков К. М., Толкачева Л. М. Аколеаты — ленточные гельминты птиц. — Основы цестодологии. Т. 10, 1981. 214 с.

Czaplinski B. The anatomy of Wardoides nyrocae (Yamagyti, 1935) Spassky, 1962 (Cestoda) from Cygnus olor (Gm,). — Acta parasitol. polon., 1967, vol. 15, f. 16, p. 113—122.

Schmidt G. Dioecotaenia cancellata (Linton, 1890) gen. et comb. n., a dioecious cestode (Tetraphyllidea) from the cow-nosed ray, Rhinotera bonasis (Mitchell) in Chesapeake Bay, with the proposal of a new family, Dioecotaeniidae. — J. Parasitol. 1969, vol. 55, p. 271—275.

Sulgostowska T. Redescription of the species Diploposthe laevis (Bloch, 1782) and D. bifaria (Siebold in Creplin, 1846) and revision of the genus (Cestoda, Hymenolepididae). — Acta parasitol. polon., 1977, vol. 24, f. 20—27, p. 231—237.

DIOECIOUS CESTODES

L. M. Tolkacheva

SUMMARY

The paper presents a review of dioecious forms of Cestoidea. The nature of their dioecism and the degree of its display are analysed. The phenomenon is regarded in conformity with individual groups of cestodes.